

# ショウジョウバエの越冬行動

## I. カオジロショウジョウバエの卵巣休眠\*

高 田 春 夫

### 緒 論

ショウジョウバエ科昆虫の越冬に関する研究は比較的新らしく、神沢（1939）の *Drosophila suzukii* の山梨県における越冬報告、Bertani（1947）の *D. nitens* の人為的な休眠中断、Carson & Stalker（1948）の *D. robusta* の野外採集個体の産卵調査、高田・豊福（1960）の北大植物園での野外越冬観察と、8種の越冬実験などがあげられるが、近年に至り Lakovaara et al.（1972, '74, '75）がフィンランドの *D. littoralis* の成虫休眠について研究を行い、また Kambysellis & Heed（1974）らはアリゾナ州の洞窟で成虫越冬をしていた *D. grisea* と *D. macroptera* について興味ある実験をしているが、特に卵巣休眠中の雌に幼若ホルモンを注射して10日後に、卵巣中に卵黄蛋白が出現し oogenesis が進行することを述べている。

これまでの野外における多くの観察を集約してみると、札幌市周辺のショウジョウバエは、成虫で越冬するものが多く、卵、幼虫及び蛹については十分な調査がなされていない。成虫の越冬個所は、plantroot overhang の蔭一戸田・木村・金子（1975）、倒木の下面の苔の上、樹皮の内側、樹洞、羊歯類の根もと、落葉や枯草と地表面との間の比較的乾燥した個所、人家の室内、倉庫の壁及び塵芥捨場のゴミの下面などであった。しかし越冬中に、忽然と他の場所に移動する個体群もあり、その野外での行動には不明な点が多い。成虫以外の場合では、Basden（1954）は *D. deflexa* が、Lakovaara et al.（1972）は *Chymomyza costata* がそれぞれ幼虫で越冬することを報告している。

---

\*昭和50年、51年度文部省科学研究費補助金総合研究(A)『ショウジョウバエの行動遺伝学的研究』（代表者大島長造）の研究費の一部を使用した。

さて、カオジロショウジョウバエ *D. auraria* Peng は同胞種 sibling species が多く、中国大陸から北海道まで分布している種であるが、北海道の中央及び南部の都市とその周辺では優占種であり、その化性は2化性 bivoltine である。これら寒冷な北方に棲息するショウジョウバエにくらべて、南方より侵入してきたと考えられる cosmopolitan な *D. melanogaster* Meigen は多化性即ち multivoltine であり、採集地の札幌市西岡地区で同時に得られたので両者を比較しながらその越冬行動を検討してみた。

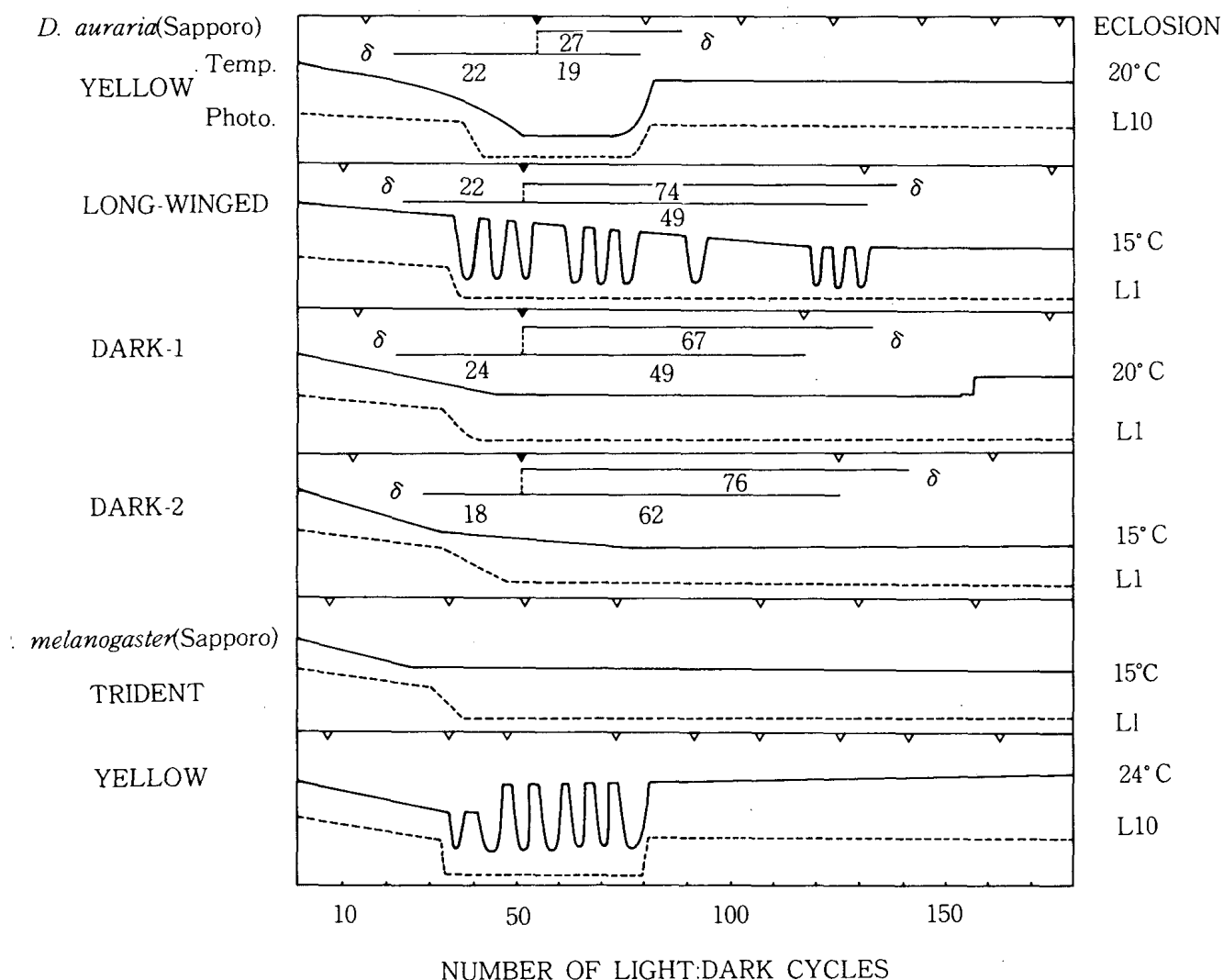


FIG.1. Diapause of *Drosophila auraria* and a Quiescence of *D. melanogaster*.

### 材料及び方法

カオジロショウジョウバエ *Drosophila auraria* (札幌系) :

1) 札幌市豊平区西岡に於て 1975 年 7 月 7 日に採集したものから Isofemale line 13 をつくった。

2) 同地点で、1976 年 7 月 28 日に採集したものから 2 line をつくった。

キイロショウジョウバエ *D. melanogaster* (札幌系) :

1) 同地点から 1975 年 9 月 20 日に採集したものから Isofemale line 9 をつくった。

2) 同じく 1976 年 8 月 8 日に採集したものから 5 line をつくった。

サーカディアンリズムを調節する明暗装置は研究室の暗室を利用し、13°~15°C に恒常的に保持した。また低温装置は、シャープ 3 ドア SJ-3300 X 冷蔵庫を利用し、-10°C, -3°C, +3°C の温度域の状件をつくった。また相対湿度は 90% から 55% までの広域な室内状件で放置し、室内光は、北向き研究室の自然採光を利用した。

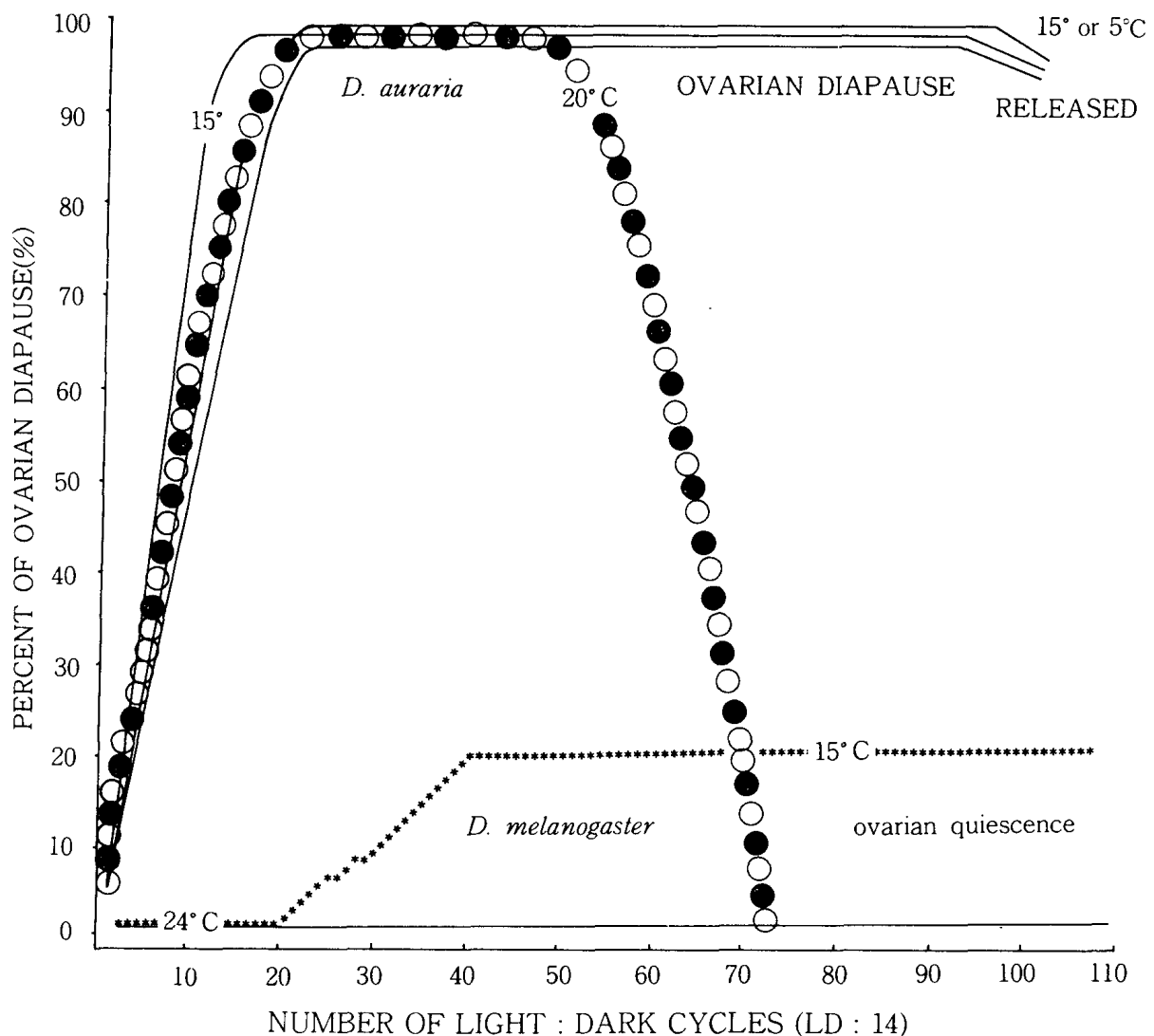


Fig.2. Frequency of Ovarian Diapause under the LD 10:14 condition.

餌料は、トウモロコシ 100 g、ビート糖蜜 135 cc、寒天 15 g、水 750 cc に、オリエンタルドライ・イーストを滴下した Bridges (1928) 法を用い、牛乳瓶に約 30 cc を入れ、滅菌したティッシュペーパーを挿入し、約 30 日間使用したが、卵巢休眠の進行しているものでは、約 70 日間使用したものがあつた。卵巢休眠の確認は、雌を 10 個体以上解剖して卵巢の發育程度で判定した。

## 結 果

カオジロショウジョウバエ（札幌系）では、LD 10：14、20℃でも卵巢休眠が徐々に進行するが、明らかに LD 10：14、15℃以下で、卵子形成はほぼ停止する。然し、第 1、2 図で示されているように明 10 時間以下の明暗サイクルでも、温度を 15℃以上に上げると、休眠は解除される。また明 10 時間以下、温度 15℃以下に保持していても、ほぼ 70 サイクル（70 日）頃から、卵巢休眠の解除されるものが 16～17%出現し、緩やかに卵子形成が進行し受精卵を産むものがでてくる。休眠中は貯精囊 spermatheca と受精囊 seminal receptacle には精子が見当らなかったが、共存している雄個体には精子を有するものが見受けられたので、卵子形成が進行し始めた雌は、暗期中でも交尾を受け入れるのではないかと考えられる。卵子形成が進み始めた解除雌は、明期に移すと交尾する個体が多く見受けられた。

一方、キイロショウジョウバエでは、卵子形成の進行は、LD 10：14、15℃でも緩やかに進行し、温度を 5℃以下に下げると一時的に停滞するのみで、卵巢休眠はみられなかった。第 1 図の▽は羽化した時を示し、卵 δ の図は産卵が見られた時を示し、▼の印は卵巢休眠と潜り行動 creeping の始まった時を表示している。卵 δ の図から▼までの数字、および▼から▽までの数字は、それぞれのサイクル数（日数）を示している。ここで云う潜り行動とは、餌に挿入している紙の中にどんどんと潜入し、然も行動は鈍く、興奮させない限りでは phototaxis は明瞭ではない黒褐色の個体を示す行動を云う。

第 2 図では、カオジロショウジョウバエの雌全個体が、LD 10：14、15℃で、約 20 日で卵巢休眠に入ったことを示し、また約 70 サイクルで、休眠が解除 released され始めた個体があることを画いている。また、LD 10：14 以下で保持しながら、20℃

に戻すと、ほぼ10日間で全雌の卵子形成が進行し始めることを示している。

キイロショウジョウバエ(札幌系)は、LD 10:14の15°Cでは、約20%の雌が卵子形成を停止しているのが見受けられたが、残りの雌では卵子を保持していた。

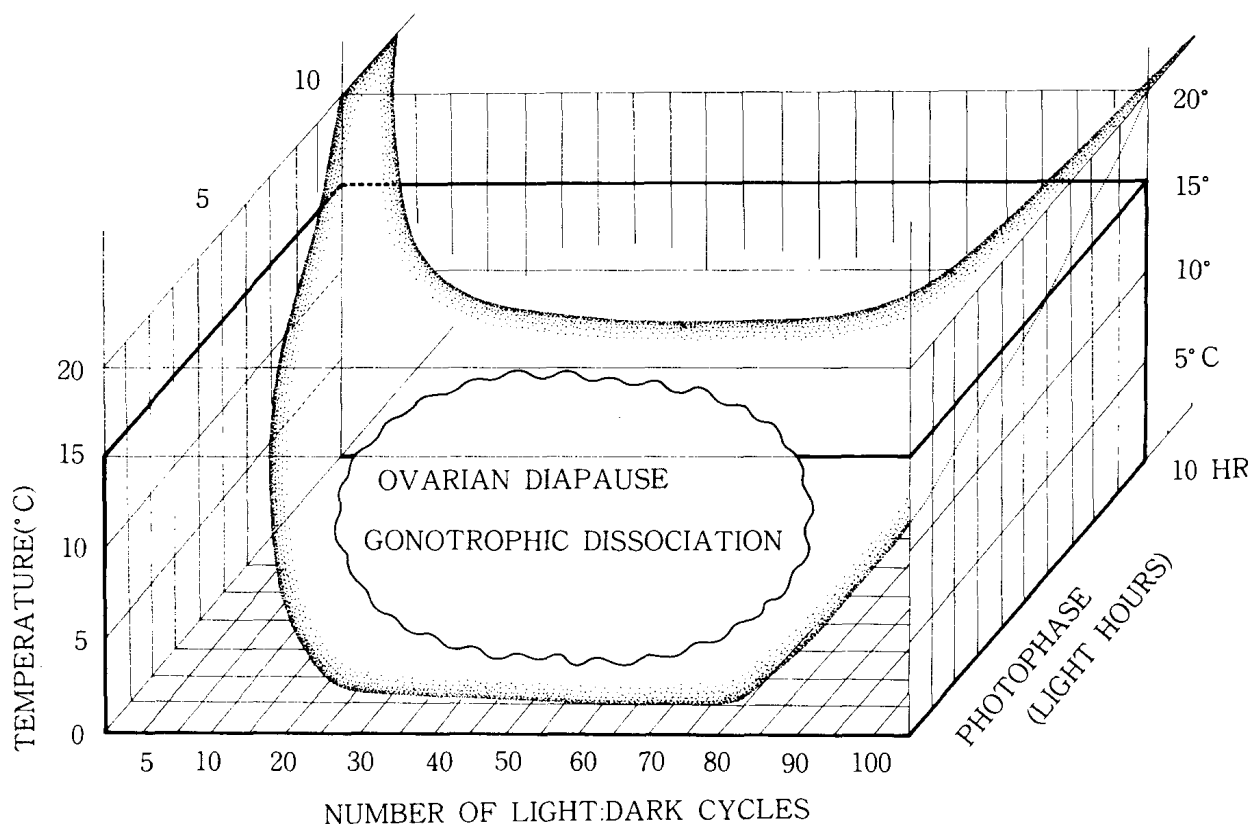


FIG.3. Ovarian Diapause of *Drosophila auraria* (Sapporo).

## 討 論

カオジロショウジョウバエは、第3図で想定しているように、LD 10:14, 15°C以下の状件下では、栄養生殖分離 gonotrophic dissociation が起こり卵巣休眠 ovarian diapause が始まる。これは、第3図のように前述の状件下では、一度卵巣休眠の生理的な谷間に落ち込み、行動そのものも鈍く、走光性も不明瞭な潜り行動をとるものが増えるのは、体内のグリコーゲンが、グリセロールに転化蓄積され始めたためとも考えられるが、ショウジョウバエでは未だ証明されていない(朝比奈, 1970)。しかし、一般に低温処理を受け始め、餌が古くなってくると、体表面のキチン質は暗化し、胸側 pleurum に黒条が走り、全体に艶のある形態が出現する。それがほぼ

70 サイクル以上続くと、約 16.7%の雌個体群に休眠解除が始まり、卵子形成が進行してくるので、今、假にカオジロショウジョウバエ（札幌系）の場合

越冬残存個体を  $fd$  とすると

そのうち雌の数は  $\frac{fd}{2}$

卵巣休眠の解除される頻度を  $K$

一雌あたりから羽化してくる新個体数を  $fe$  とすると

翌春、羽化する総個体群は  $\frac{fd}{2} \times K \times fe$

となるが、約半数がいろいろな理由により淘汰されると考えると、最初に出現する新個体群  $N$  は

$$N = \frac{\frac{fd}{2} K \times fe}{2} = \frac{fdfe}{4} K$$

となる。

この越冬実験の場合では  $K=0.17$ ,  $fe=66$  となったので、もしある環境中で残存個体が 100 個体で越冬したと想定すると

$$N = \frac{100 \times 66}{4} \times 0.17 \doteq 280$$

となるので、約 2.8 倍の新個体群が、翌春の母集団として還元されてくることが予想される。

札幌の自然は、1974 年の記録で、一日の明暗が冬至で LD 9<sup>01</sup>:14<sup>59</sup>, 夏至で LD 15<sup>27</sup>:8<sup>38</sup> という LD cycle の幅と、最高気温の月平均値が、-1.1~+26.5°C, 最低気温が、-9.5~+17.8°C, 最高値で+35.8°C, 最低値で-23.9°C という記録のある北緯 43°3' に位置している。このような厳しい環境を越す昆虫集団なかんづくショウジョウバエの自然集団の越冬機構の解明は、これら母集団の dynamics を把握する上に重要な意味をもつことが考えられ、特にその生態学及び遺伝学との境界領域の研究が望まれる。しかしながら、実験室の飼育瓶の中のある種のショウジョウバエと、野外における同種のショウジョウバエがとっているそれぞれの越冬行動には差異があるものと考えられ、特にその自然における微気候の変化にどう対処しているかは不明である。

Form	long winged		Dark 1		Dark 2		Yellow		Peng, '37
	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂
Costa 1	2.5	2.7	2.1	2.5	2.2	2.7	2.0	2.3	2.0
4 V	2.7	2.7	3.2	2.8	2.8	2.6	2.7	2.7	2.7
4 C	1.5	1.5	1.7	1.4	1.6	1.2	1.6	1.5	1.5
5 X	2.6	2.5	2.0	2.2	2.7	2.5	2.0	2.7	2.0
AC	2.4	2.4	3.0	2.6	3.0	2.7	2.7	3.0	
C 3	0.6	0.6	0.5	0.6	0.6	0.6	0.5	0.4	
Body m.m.	2.4	2.5	2.5	2.8	2.3	2.7	2.0	2.5	2.0
Wings m.m.	2.8	2.9	2.9	3.1	2.6	3.0	2.2	2.7	2.0

**Table 1.** Wing Indices of *Drosophila auraria* (Sapporo) and the original described indices by Peng, 1937, from Nanchang, China.

第一表で示しているように、第一図であげてある各ラインの越冬個体は、それぞれ体長と翅長が大となり、その翅脈指数も大きくなるが、20℃に戻すと羽化してくる個体は再び小さくなり、翅脈指数も Peng, 1937 の原記載と一致してくる。低温と暗期によって活動を抑制された個体は、一般に伸長成長するように考えられる。正木(1974)はエンマコオロギの研究から、逆ベルグマンの法則に適合する種は、すべて1化性 univoltine であると述べている。北海道の北にある利尻島の鬼脇産のカオジロショウジョウバエは、札幌系と同じく2化性であったことから逆ベルグマンの法則に適合する種ではないと考えられるが、もし、さらに北辺か、低温の地で遺伝的に平均体長の小さいカオジロショウジョウバエの個体群が得られたと假定したら、恐らくそれは1化性かも知れない。

いま、*melanogaster* subgroup の *D. melanogaster* と、*montium* subgroup の *D. auraria* のそれぞれの分布をみると

- D. melanogaster* ——— 東南アジアを除く全域  
(sibling species)
- D. simulans* ——— 同 上
- Drosophila auraria* ——— 中国大陸, 朝鮮, 日本  
(sibling species)

<i>D. biauraria</i>	—— 朝鮮, 日本
<i>D. triauraria</i>	—— 同 上
<i>D. quadraria</i>	—— 台湾

となり、インド起源 (Bock & Wheeler, 1972) と考えられるキイロショウジョウバエは、特異な繁殖力と適応性によって広く全世界に分布、一方、東南アジア（特に東マレーシャのキナバル山周辺）起源と考えられる *montium* subgroup から分化したカオジロショウジョウバエは、前者と行動や生態的地位などに大きな遺伝的差異が生じたことは、これらが北半球の北方の方向にのみ分布していることなどから注目されることである。

## 要 約

キイロショウジョウバエ群 *Melanogaster* group に属するカオジロショウジョウバエ *Drosophila auraria* Peng は、北海道中央部及び南部の都市周辺では優占種の一つとして知られた2化性で bivoltine 種である。この越冬行動のなかで、雌の卵巣休眠 ovarian diapause は、15°C以下の低温と、明暗サイクルの LD 10:14 で開始される。しかし、約70日を過ぎると、ほぼ17%の休眠雌が解除されて卵子形成 oogenesis がゆるやかに進行して産卵し、一雌あたり約66個体が羽化してくる。また、年周期的に越冬型と考えられる dark type の出現がみられ、胸側に黒条が走り、体表は光沢のある暗褐色となり、その行動と走光性は鈍く、潜り行動 creeping を示すものが多い。これは前述の明暗サイクルの短縮と低温とによってもたらされた休眠現象の他に、古い餌の瓶からも出現しやすいので栄養生殖分離 gonotrophic dissociation を起こしているものと考えられ、自然観察の結果とあわせて自然集団の越冬も、この型が行うものと予想される。

以上の行動と異って、キイロショウジョウバエ *D. melanogaster* Meigen (札幌系) は、南方から侵入 colonization してきた cosmopolitan な種と考えられ、卵巣の発達の一時的休止 quiescence がみられるが、適温に戻すとただちに卵子形成が進行し、潜り行動もみられなかった。



**謝辞：**本研究を行うにあたり、『ショウジョウバエの行動遺伝学的研究』のグループにお誘い下された国立遺伝学研究所生理遺伝学部長・日本遺伝学会々長・大島長造博士に深謝の意を表する。

#### 参 考 文 献

- 朝比奈英三. 1968. 昆虫の耐凍性と防御物質. 化学と生物, 6, 11: 642~650.
- Bertani G. 1947. Artificial "breaking" of the diapause in *Drosophila nitens*. Nature, 159: 309.
- Basden E. B. 1964. Diapause in *Drosophila* (Diptera: Drosophilidae). Proc. R. Ent. Soc. Lond. (A) 29: 7-9.
- Bock I. R. & M. R. Wheeler. 1972. The *Drosophilla melanogaster* species group. Univ. Tex. Publ., 7213: 1-102.
- Carson H. L. & H. D. Stalker. 1948. Reproductive diapause in *Drosophila robusta*. Proc. Nat. Acad. Sci., 34: 124-129.
- Kambysellis M. P. & W. B. Heed. 1974. Juvenile hormone induces ovarian development in diapausing cave-dwelling *Drosophila* species. J. Insect Physiol., 20: 1779-1786.
- 神沢恒夫. 1939. 桜桃狸々蠅の研究, 山梨県農試報告: 1-49.
- Lakovaara S., Saura A., Koref-Santibanez S. & L. Ehrman. 1972. Aspects of diapause and its genetics in northern drosophilids. Hereditas, 70: 89-96.
- Lumme J., Oikarinen A., Lakovaara S. & R. Alatalo. 1974. The environmental regulation of adult diapause in *Drosophila littoralis*. J. Insect Physiol., 20: 2023-2033.
- Lumme J., Lakovaara S., Oikarinen A. & J. Lokki. 1975. Genetics of the photoperiodic diapause in *Drosophila littoralis*. Hereditas, 79: 143-148.
- 正木進三. 1974. 気候適応と地理的変異. 昆虫の行動と適応. 培風館: 221-245.
- 高田春夫, 豊福泰子. 1960. 北海道におけるショウジョウバエの越冬に関する二, 三の観察. 動物雑., 69, 7: 223-232.
- 高田春夫. 1976. カオジロショウジョウバエの越冬行動. 遺伝雑., 51, 6: 441.
- 戸田正憲, 木村正人, 金子明石. 1975. 北海道における野性ショウジョウバエの研究法. 生物教材, 10: 1-17.

**Résumé**

Behavior of Diapause in *Drosophila*

I. The ovarian diapause in *Drosophila auraria* Peng

Haruo Takada

Department of General Education, Sapporo University

Very little has been known of the hibernation of drosophilid flies in Hokkaido, Japan. This species in question of *Drosophila*, as is here considered in association with human habitation, *Drosophila auraria* Peng 1937, is a most dominant species in the middle-southern Hokkaido.

The ovarian diapause of *D. auraria* is terminated by long daylength and sufficiently high temperature more than 70 LDcycles under the diapausing condition. The genetic basis of this phenomenon has been investigated through a series of experiments, in which a special refrigerator and a dark room were utilized in order to observe the behavior of the flies under discussion at low temperature and LD 10 : 14.